# Die Bedeutung der Proterandrie bei Insecten.

Von

**Reinhard Demoll.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.)

---

Die Proterandrie ist bei den Insecten eine allgemein bekannte Erscheinung und tritt am schärfsten bei den Apiden hervor, wo die Differenzen 1—4 Wochen betragen (Friese), wobei die niedersten Formen wie *Prosopis* auch den geringsten Grad von Proterandrie aufweisen. Müller suchte bereits eine Erklärung dieser eigenartigen Verhältnisse zu geben, indem er annahm, daß es hierdurch den an den Begattungsakt bestangepaßten Männchen zuerst gelingt, ein Weibchen zu befruchten, und daß dieses dann, da es mehr Zeit zur Verfügung hat als ein später befruchtetes, mehr Nachkommen hinterläßt; dadurch sollen nun immer wieder die bestangepaßten Männchen ins Übergewicht kommen.

Mir scheint dieser Erklärungsversuch aus zwei Gründen verfehlt. Denn einmal werden so wie so, wenn die ♂♂ auch zu gleicher Zeit wie die ♀♀ erscheinen, die bestangepaßten sich schneller ein Weibchen erobert haben als die andern, und es ist nicht einzusehen, daß es hierzu nötig ist, daß die Männchen schon auf der Lauer liegen, bevor die Weibchen ausgeschlüpft sind. Zweitens aber, selbst wenn dies den Bestangepaßten noch ein besonderes Übergewicht über die andern gäbe, so wäre damit erst erklärt, warum die ♂♂ vor den ♀♀ erscheinen, nicht aber, warum sie bis zu 4 Wochen vor diesen schon ausschlüpfen. Daß aber das Erscheinen der ♂♂ mehrere Tage oder gar Wochen vor den ♀♀ nicht etwas Gleichgültiges sein kann, daß ein Grund bestehen muß, der in einem Vorteil für die Arterhaltung

zu suchen ist, dies scheint mir aus einer andern biologischen Tatsache notwendig hervorzugehen, auf die ich weiter unten näher einzugehen habe. Zunächst muß ich noch einen andern Erklärungsversuch besprechen, der von Petersen [1]) gemacht wurde. Er kommt hinsichtlich der Bedeutung der Proterandrie zu folgendem Resultat: „Mir scheint die Nützlichkeit der Einrichtung, daß innerhalb derselben Brut das eine Geschlecht früher erscheint als das andere, darin zu liegen, daß auf diese Weise am erfolgreichsten die engere Inzucht verhindert wird."

Dieser Faktor scheint mir nun nicht ausreichend, um die Proterandrie in allen Insectengruppen und in ihrer extremsten Form zu erklären. Denn, wenn dadurch lediglich erreicht werden sollte, daß die ♂♂ der Brut a mit den ♀♀ der Brut b und nicht mit denen der Brut a zusammenkommen, dann müßten die Grenzen, innerhalb deren das Erscheinen der verschiedenen Bruten variiert, mindestens denselben Zeitintervall einschließen wie die Proterandrie, da andernfalls eine Begattung unmöglich würde. Ein Beispiel macht dies klar: die Proterandrie betrage 5 Tage, das Erscheinen der Brut a, $a_1$, $a_2$ und b, $b_1$, $b_2$ variiere aber nur innerhalb zweier Tage. Dann ergibt sich folgende Tabelle:

| Tage | Erscheinen der ♂♂ | Erscheinen der ♀♀ |
|---|---|---|
| 1 | der Brut a, $a_1$, $a_2$ | — |
| 2 | „ „ b, $b_1$, $b_2$ | — |
| 3 | — | — |
| 4 | — | — |
| 5 | — | der Brut a, $a_1$, $a_2$ |
| 6 | — | „ „ b, $b_1$, $b_2$ |

Aus der Tabelle geht hervor, daß eine Copulation in diesem Falle nur dann möglich wäre, wenn die Männchen 5 Tage am Leben blieben. Andrerseits aber müßten sie spätestens am 5. Tage sterben, wenn Inzucht vermieden werden soll.

Setzen wir nun den Fall, daß die Proterandrie 2 Tage und die Differenz in dem Erscheinen der verschiedenen Bruten 6 Tage beträgt, so ergibt sich folgendes:

1) Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen, in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Syst.

| Tage | Erscheinen der ♂♂ | Erscheinen der ♀♀ |
|---|---|---|
| 1 | der Brut a | — |
| 2 | b | der Brut a |
| 3 | c | b |
| 4 | d | c |
| 5 | e | d |
| 6 | f | e |
| 7 | — | f |

Hieraus folgt aber, daß eine Proterandrie im Freien kaum beobachtet werden könnte, da nur an einem Tage das alleinige Vorhandensein von ♂♂ zu konstatieren wäre. Dies stimmt aber mit den bei Hymenopteren und Lepidopteren gemachten Erfahrungen durchaus nicht überein. So beträgt bei manchen solitären Apiden im Freien — also bei der Gesamtheit der Bruten einer Gegend, nicht nur innerhalb einer einzigen Brut — die Proterandrie bis zu 4 Wochen. Das Zeitintervall zwischen dem Auftreten der ersten und letzten Brut müßte also, wie gezeigt, mindestens ebenso groß sein. Demnach müßte sich folgende Tabelle ergeben:

| Wochen | Erscheinen der ♂♂ | Erscheinen der ♀♀ |
|---|---|---|
| 1 | der Brut a | — |
| 2 | b | — |
| 3 | c | — |
| 4 | d | — |
| 5 | e | der Brut a |
| 6 | f | b |
| 7 | g | c |
| 8 | h | d |
| 9 | i | e |
| 10 | — | f |
| 11 | — | g |
| 12 | — | h |
| 13 | — | i |

Die Tabelle zeigt, daß in diesem Falle das Ausschlüpfen der ♂♂ und ♀♀ sich insgesamt über einen Zeitraum von 13 Wochen hinziehen müßte, was durchaus den Tatsachen widerspricht. Abgesehen hiervon würde die Hälfte aller Individuen bedingungslos von der Begattung ausgeschlossen sein. Nimmt man dagegen das Variieren der Bruten in engern Grenzen an, so werden, wenn man dem-

entsprechend die Bruten von f an wegläßt, nur $^1/_5$ sämtlicher Individuen, nämlich die ♂♂ der Brut e und die ♀♀ der Brut a, die Möglichkeit haben sich zu begatten. Alle übrigen sind a priori ausgeschlossen. Man wird mir nun vorwerfen, daß die Tabelle wenigstens hinsichtlich der Zahl der zur Copulation kommenden Individuen günstigere Resultate liefert, wenn man nur annimmt, daß die ♂♂ eine Lebensdauer von 3—4 Wochen besitzen. Dann müßten aber die ♂♂ numerisch den Höhepunkt erreicht haben, kurz bevor die ersten Weibchen erscheinen. Dem widersprechen aber wieder die Tatsachen. H. Müller, der sehr genaue Untersuchungen hierüber angestellt hat, sagt ausdrücklich, daß bei *Eucera*, einer Apide, bei der die Proterandrie sehr ausgesprochen ist, die Anzahl der ♂♂ zur Zeit des Ausschlüpfens der ♀♀ schon bedeutend reduziert ist. Hieraus folgt aber, daß sämtliche *Eucera*-Männchen einer Gegend etwa zu gleicher Zeit, also 3—4 Wochen vor dem Ausschlüpfen der Weibchen, bereits auftreten. Dann aber ist das Variieren im Ausschlüpfen bei den einzelnen Bruten gegenüber der 4 Wochen messenden Proterandrie gleich Null. Es kann also hierdurch auch nicht die Inzucht vermieden werden, und die Proterandrie muß einem andern Faktor seine Entstehung verdanken. Denn sonst müßte gerade umgekehrt die Proterandrie gering und das Variieren in dem Auftreten der einzelnen Bruten zeitlich stark entwickelt sein.

Weiter möchte ich noch zu bedenken geben, daß es überall die Männchen sind, die zuerst auftreten, nie die Weibchen; während es nach Petersen ganz gleichgültig sein müßte, ob Männchen oder Weibchen, wenn nur die Geschlechter verschieden erscheinen.

Da mir nun aus den angeführten Gründen die erwähnten Erklärungsversuche der Proterandrie teils verfehlt, teils mindestens nicht erschöpfend zu sein scheinen, so möchte ich hier einen neuen Versuch machen, die Proterandrie final zu erklären, wobei ich mich in erster Reihe auf die sorgfältigen biologischen Beobachtungen stütze, die von Müller, Friese, Verhoeff u. A. an den solitären Apiden gemacht wurden, um schließlich auch noch die Lepidopteren einer kurzen Betrachtung zu unterziehen.

Zunächst möchte ich darauf hinweisen, daß wir der Proterandrie eine hohe Bedeutung im Leben der Insecten zuschreiben müssen und daß das Erscheinen der ♂♂ mehrere Wochen vor den ♀♀ nicht etwas Gleichgültiges sein kann. Dies geht aus Folgendem deutlich hervor. Es ist das Erscheinen der Schmarotzerbienen so geregelt, daß sie stets erst nach ihren Wirtsbienen ausschlüpfen, so daß sie

diese schon bei dem Zellenbau vorfinden und daher sofort an ihre Aufgabe, an das Einschmuggeln der Eier, gehen können. Daraus müssen wir aber entnehmen, daß jedes zu frühe Erscheinen negativen Selectionswert besitzt, da andernfalls eine Anpassung an die Biologie des Wirts sich niemals so präzis hätte ausbilden können. Hat aber hier jeder Tag, den die Imago früher als nötig ihre schützende Hülle verläßt, Selectionswert, so muß dies in gleicher Weise für die ♂♂ der übrigen Bienen gelten. Sehen wir sie trotzdem früher erscheinen und sogar eine mehr oder weniger genau fixierte längere Zeit früher als die ♀♀, so werden wir zu der Annahme gedrängt, daß hier eine Selection der ♂♂ vor der Begattung im Interesse der Arterhaltung liegt, die ohne das frühe Erscheinen derselben an der Imago vor der Begattung nicht zur Geltung kommen könnte.

Noch ein anderes Moment rückt uns die Wichtigkeit der Proterandrie deutlich vor Augen. Sie wird nämlich innerhalb der Gruppe der solitären Apiden zweimal auf ganz verschiedene Weise erreicht. Einmal durch einen schnellern Entwicklungsabschluß der ♂♂. Dies ist bei all denen der Fall, die sich nach dem Ausschlüpfen gleich begatten, sei es, daß sie im Herbst oder erst im Frühjahr die Zelle verlassen. Nach einem zweiten Modus aber entsteht die Proterandrie dadurch, daß die im Herbst ausgeschlüpften ♂♂ und ♀♀ zunächst ihr Winterquartier aufsuchen, welches nun im Frühjahr von den ♂♂ zuerst verlassen wird. Erst wenn dann auch die ♀♀ erscheinen, findet die Copulation statt (*Xylocopa*, *Ceratina*). Verhoeff spricht hier von „falscher Proterandrie“, da sie auf andere Art zustande kommt als die allgemein bei Insecten verbreitete.

Diese Tatsachen sprechen genügend dafür, daß wir der Proterandrie eine hohe Bedeutung zumessen müssen, die meines Erachtens nur darin bestehen kann, wie bereits gezeigt, daß hierdurch die ♂♂ in der Zeit bis zu der Begattung eine Selection in bezug auf ihre Imaginalcharaktere erfahren, und zwar um so energischer, je länger die Begattung durch frühes Erscheinen der ♂♂ hinausgeschoben wird. Nun ist es aber eine feststehende Tatsache, die H. Müller speziell für die Bienen zum Ausdruck bringt, wenn er schreibt: „Eigentümlichkeiten, welche das eine Geschlecht durch natürliche Auslese erworben hat, vererben sich — abgeschwächt, bisweilen aber auch völlig ausgeprägt auch auf das andere, wenn sie diesem auch völlig nutzlos sind.“ Kann sich aber eine von dem ♂ erworbene Eigenschaft auch auf das ♀ übertragen, so gilt dies ebenso auch für eine vom ♂ erworbene Rudimentation und De-

generation. Würden also z. B. die Mundteile der ♂♂ bei Wegfall der Proterandrie rudimentär werden, so müßte eine viel schärfere Selection bei den ♀♀ einsetzen, um deren Mundteile auf der erworbenen Höhe weiterzuführen. Mit andern Worten: eine Rudimentation der Mundteile der ♂♂ würde auf die Entwicklung der weiblichen Mundteile schleppend wirken; und dies wird durch die Proterandrie verhindert.

Einen Beleg für diese Ansicht geben die Verhältnisse, wie wir sie bei den Schmarotzerbienen finden. Hier haben weder die ♂♂ noch die ♀♀ ihre teilweise sehr hochentwickelten Mundteile nötig, die infolgedessen rudimentieren können und auch tatsächlich einen geringern oder höhern Grad von Rudimentation und Degeneration bereits aufweisen. Hand in Hand damit geht aber auch eine Rückbildung und ein allmähliches Verschwinden der Proterandrie. Während z. B. *Eucera*, die nicht schmarotzt, in dem Auftreten der beiden Geschlechter eine Differenz von 3 Wochen zeigt, finden wir bei der nächstverwandten schmarotzenden *Melecta* dieses Zeitintervall bereits auf einige Tage reduziert. Diese Tatsachen weisen deutlich auf den Zusammenhang hin, der zwischen der Proterandrie und der Erhaltung und Weiterentwicklung wichtiger Imaginalcharaktere besteht, soweit diese nicht direkt durch die Ermöglichung der Begattung eine Selection erfahren.

Daß die Selection in der Tat bis zu der Begattungszeit starke Lücken in die Reihen der ♂♂ reißt, geht aus der Tatsache hervor, daß der Grad der Proterandrie und der der Präponderanz, d. i. das numerische Überwiegen, bei den verschiedenen Gattungen etwa in geradem Verhältnis steht. So finden wir bei den niedern Formen beides nur wenig ausgeprägt, während bei *Systropha*, *Eucera* und *Apis mell.* sowohl Proterandrie als auch Präponderanz der ♂♂ einen sehr hohen Grad erreichen. Damit soll nicht gesagt sein, daß Präponderanz einzig und allein durch die Proterandrie bestimmt würde.

Auch bei den Lepidopteren finden wir ähnliche Verhältnisse, wenn sich auch hier in der Literatur weniger Daten in dieser Hinsicht vorfinden. Im allgemeinen scheint es, daß bei den Schmetterlingen die Proterandrie nie so extrem ausgebildet ist wie bei einigen Apiden. So gehört das Verhalten bei *Argynnis*, wo sie 8—14 Tage (Teich), und bei *Pararga*, wo sie 14 Tage beträgt, schon zu den ausgesprochensten Fällen. Allerdings erwähnt Seitz für *Apatura*, *Euripus* und *Hestina*: „Die Männchen dieser 3 Gattungen fliegen mitunter wochenlang umher, bis die ersten Weibchen erscheinen."

Auf jeden Fall steht auch für Schmetterlinge das frühere Auftreten der ♂♂ außer Zweifel. Nun kommen aber auch hier Formen vor, bei denen die Mundteile nur wenig entwickelt sind. Dies gilt für *Smerinthus*, einige Saturniden, Cossiden, Hepialiden und Microlepidopteren und andere. — Ob bei Cossiden und Hepialiden die Mundteile weniger entwickelt sind, oder ob sie hier sekundär rudimentiert sind, wie es von Hättich für *Smerinthus*, Saturniden u. a. nachgewiesen wurde, kommt hier nicht in Betracht. — Bei all den angeführten Formen scheint den bisherigen Beobachtungen zufolge Proterandrie nicht ausgeprägt zu sein. Seitz führt an, „daß die Cossiden, Hepialiden und viele Mikrolepidopteren — ihr ganzes Dasein als vollkommenes Insekt mit dem Fortpflanzungsakt ausfüllen“. Auch dies scheint mir darauf hinzudeuten, daß Proterandrie hier nicht in Frage kommt. Also auch hier fällt, soweit das Beobachtungsmaterial reicht, eine hohe Entwicklung der Mundteile mit dem Vorhandensein von Proterandrie zusammen, während ebenso wie bei den niedern Apiden und den Schmarotzerbienen, so auch bei den Microlepidopteren und den Schmetterlingen, deren Mundteile nicht gebrauchstüchtig sind, Proterandrie nicht zu beobachten ist.

Allerdings sind die Verhältnisse bei den Schmetterlingen weniger ins Gewicht fallend, weil hier vielfach eine Proterandrie infolge des Unvermögens der ♂♂, Nahrung aufzunehmen, einen entsprechend langen Karenzzustand bedingen würde, während hingegen die Schmarotzerbienen mit ihren teilweise rudimentierten Mundteilen sehr wohl noch Nahrung aufzunehmen imstande sind und es auch tatsächlich noch tun. Hieraus folgt, daß nicht die Fähigkeit oder die Unfähigkeit der Mundteile die Existenz oder Nichtexistenz der Proterandrie bedingt, sondern umgekehrt von der Proterandrie die Ausbildung der Mundteile abhängig ist.

Die Vermeidung der Inzucht ist sicher für jede Tierform erstrebenswert. Aber die Proterandrie in so ausgesprochener Form, wie sie uns bei den Insecten gegenübertritt, und gerade in den Klassen am stärksten, in denen wir auch die höchstentwickelten Mundteile finden, kann nicht der Vermeidung der Inzucht ihre Entstehung verdanken. Wie sollten wir sonst erklären, daß in verschiedenen Gruppen die Proterandrie sehr verschieden entwickelt ist und teils ganz fehlt, während doch die Inzucht für Schmarotzerbienen und für Schmetterlinge mit unbrauchbaren Mundteilen ebenso gefährlich ist wie für die übrigen. Denn hier kommt es nicht auf einen einzelnen wichtigen Organkomplex an, sondern auf das hin-

sichtlich der Art Wichtigste: auf die Keimesanlagen der nächsten Generation. Wir müssen also annehmen, daß hier dieselben Vorkehrungen zur Verhütung der Inzucht getroffen sind wie bei den übrigen Apiden und Schmetterlingen. Machen sie sich aber hier nicht als Proterandrie geltend, so kann diese auch nicht ihre Entstehungsursache in der Vermeidung der Inzucht haben.

Zuletzt möchte ich noch darauf hinweisen, daß die Proterandrie nach der Auslegung von Petersen bei *Apis mell.*, wo die ♂♂ etwa einen Monat vor den Königinnen ausschlüpfen, gar keinen Sinn hätte, da ja hier die ♂♂ noch im Stock zu finden sind, wenn die ♀♀ derselben Brut ausschlüpfen. Wird hier dennoch, was noch nicht festgestellt ist, die Königin von fremden ♂♂ begattet, so kann die Ursache nicht in der Proterandrie liegen. Wird sie dagegen von ♂♂ desselben Stocks befruchtet, so wäre unverständlich, warum hier, obwohl Inzucht nicht vermieden wird, dennoch das Mittel hierzu, die Proterandrie, so stark ausgeprägt ist.

Andrerseits lassen sich all diese Tatsachen sehr wohl mit der Tatsache vereinigen, daß durch die Proterandrie die ♂♂ einer Selection unterworfen werden, indem ein guter Ernährungszustand mehrere Wochen hindurch einen sehr wesentlichen Einfluß in dem Kampf um die Weibchen ausüben wird. Die letzte Entstehungsursache ist aber nicht darin zu suchen, daß die ♂♂ möglichst gebrauchstüchtige Mundteile besitzen müssen, sondern daß die in dieser Hinsicht am weitesten fortgeschrittenen ♂♂ eher und mehr Nachkommen hinterlassen, und zwar dieser Eigenschaft zufolge, und daß dadurch auch die Mundteile der ♀♀ durch den väterlichen Erbanteil keine Verschlechterung, sondern Verbesserung erfahren.

Zum Schluß möchte ich auch hier Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Weismann meinen verbindlichsten Dank aussprechen für die Bereitwilligkeit, mit der er mir seine Privatbibliothek zur Verfügung stellte.

Freiburg i. Br.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.